Boll. Malacologico	31 (1995)	(5-8)	118-131	Milano 15-3-1996

Cesare F. Sacchi*

THEBA PISANA (MÜLLER) EN AFRIQUE DU SUD: LA REVANCHE DES "CADETS" (GASTROPODA, PULMONATA, H E L I C I D A E)

Key words: *Theba pisana*, South Africa, life cycles.

Abstract

Theba pisana in South Africa: the revenge of the "junior brothers".

Contrasting models suggested for the life cycle of the sand snail *Theba* (=*Euparypha*) *pisana* in semi-arid to arid environments are critically reviewed. According to Moran, a juxtaposition of annual and biennial cycles may be due to the splitting of any cohort into a majority able to conclude their egg-to-egg life in one year, and a minority delaying the development to endure a second aestivation term before reproduction. The latter I name the "junior brothers" (cadets) of the cohort. However, in extensive tracts of the huge territory of *Theba pisana*, far from the typical sea-front habitat of this snail and suffering from a dryer climate, a majority of biennials may be found. South Africa, because of the vast, though recent, presence of the species, offers semi-experimental field occasions to settle the question. Snails were collected from seven localities with sandy soils in the Cape Province (Table I). While a majority of grown-up individuals were entering -or preparing to- aestivation in hinterland dried landscapes at springtime close (November 1993), sea-dunes inhabiting populations were found in full trophic activity being recently reproduced (Table II). Such contrasting behaviour was particularly apparent at Port Elizabeth (Fig. 1). The biennial snails prevailing in the hottest and dryest conditions attain larger individual sizes (Table III). Comparative climatic considerations are made (Fig. 2) and a more complete investigation into the aestivation behaviour of *Theba pisana* in South Africa (Fig. 3) is suggested.

Riassunto

Theba pisana (Müll.) in Sud Africa: la rivincita dei "cadetti".

Ripresentati criticamente modelli alternativi proposti per la durata del ciclo vitale di *Theba pisana* in regioni a clima arido e semiarido, l'Autore si sofferma sul modello schematizzato in Israele dal Moran (1989). Il sovrapporsi in una stessa popolazione di cicli biennali ed annuali è attribuito allo sdoppiarsi di una coorte in una porzione, maggioritaria, capace di concludere il ciclo da uovo ad uovo in un anno, ed una, minoritaria, di fratelli meno favoriti che debbono sopportare, per concludere lo sviluppo e riprodursi, una seconda fase di estivazione. Tuttavia, in vasti settori dell'area geografica di questa comune chiocciola psammicola, più lontani dalla fronte marittima e con clima pertanto più continentale-arido, le popolazioni appaiono costituite da una maggioranza di questi "cadetti", biennali. L'enorme diffusione della specie in Sud Africa offre buone occasioni di controllo. In diversi popolamenti (Tab. I) *Th. pisana* è in attiva crescita ed in piena attività trofica sulle dune litorali, mentre popolamenti limitrofi, ma extralitorali, sono già in estivazione od in pre-estivazione. Nei primi (Fig. 1) prevalgono i giovani; nei secondi, invece, gli adulti (Tab. II). In quelli il ciclo ha manifesto andamento annuale; negli altri si delinea un ciclo biennale. A Port Elizabeth appare evidente (Tab. III) che nei popolamenti biennali si raggiungono moli individuali adulte maggiori. Considerazioni comparative (Fig. 2) e prospettive di nuove ricerche sull'ecologia dell'estivazione (Fig. 3) concludono il lavoro.

* Dipartimento di Genetica e Microbiologia, Sezione di Ecologia. Piazza Botta 10, I-27100 Pavia (PV)
Lavoro accettato il 15-7-95

Introduction

L'incapacité de conclure en un an, de l'éclosion à la ponte, le cycle biotique de *Th. pisana* a formé l'objet de différentes hypothèses, revues par SACCHI (1990). D'après la recherche des BONAVITA (1962) travaillant en Provence, cette incapacité est due à un ralentissement de la croissance en hiver - d'une importance variable - et à de longues et sévères estivations obligées. Nous avions accepté une telle interprétation (SACCHI, 1971) confirmée par nos recherches systématiques en plusieurs secteurs chauds et sec du monde méditerranéen. MORAN (1989) trouve au contraire en Israel qu'une partie seulement de chaque cohorte prolonge sa vie par un second arrêt estival. Chaque cohorte se dédouble en une majorité d'individus à cycle annuel et une minorité qui n'atteint pas le plein développement et la reproduction en automne: ces "cadets" de la cohorte ne se reproduiront qu'au cours de l'année suivante. Ce clivage permettrait d'expliquer la présence simultanée, dans une même région, de peuplements à cycle annuel et bisannuel, signalée par les Auteurs australiens (BAKER, 1988 et 1989; BAKER et HAWKE, 1990; BAKER et VOGELZANG, 1988) pour lesquels le problème revêt un intérêt applicatif, *Th. pisana* représentant là une peste de l'agriculture. Plus modestement, des présences marginales de cycles annuels en des pays méditerranéens à cycle surtout bisannuel, loin de la côte, a pu être constatée par moi-même pour des micromilieux plus humides, par exemple à proximité de fossés d'arrosage où l'estivation se fait moins dure et relativement plus brève.

La Province du Cap en Afrique du Sud, visitée en novembre 1993, m'a offert l'occasion d'un contrôle quasi expérimental. Novembre, le mois de mai austral, précède ou accompagne le choix sélectif entre l'entrée en estivation et, au contraire, la poursuite du développement, selon les conditions du milieu, à une échelle subcontinentale. (VAN BRUGGEN, 1964)

TABLEAU I

Fractions / Stations	Granulométrie %						$CaCO_3$
	1	2	3	4	5	6	%
PLZ-1	—	1,1	0,7	93,3	1,7	3,2	25,6
PLZ-2	—	—	0,5	98,6	0,5	0,4	28,4
Kommetje	0,2	0,2	3,9	54,9	40,5	0,3	49,5
Fishoek	—	0,1	20,7	67,5	11,5	0,2	62,2
Hopefields	0,3	0,3	8,8	42,8	41,3	6,5	7,3
Port Owen	0,6	0,5	1,0	9,3	43,2	45,4	12,2
Britannia Bay	—	0,3	4,0	51,1	41,9	2,7	56,3

Tab. I - Résultats des analyses granulométriques et calcimétriques du sol des stations étudiées.

Matériel et méthodes

a) choix des stations (Tab. I). Deux différentes localités ont été choisies à Port Elizabeth (Eastern Cape Province). La première (PLZ-1) se trouve sur d'anciennes dunes partiellement fixées et couvertes par une végétation surtout rudérale, le long d'une route goudronnée. Les récoltes de matériel y ont été faites le 8 et le 15 novembre. La seconde (8 et 10 novembre) (PLZ-2) est sur les dunes maritimes du Summerstrand, au sud du phare. La végétation y est dominée par l'Aizoacée *Tetragonia decumbens* Mill., activement broutée par *Th. pisana*, comme HICKSON (1972) l'avait remarqué à proximité du Cap. Suit, également appréciée par les escargots, la Composée *Chrysanthemoides monilifera* (L.). Le comble des dunes est surtout occupé par des Mimosacées introduites d'Australie et devenues envahissantes, du genre *Acacia*: *A. saligna* (Labill.); *A. cyclops* Cunn. qui se retrouvent en PLZ-1. Cette brousse n'est pas appréciée par *Th. pisana*, qui ne s'attache pas aux *Acacia* et y réduit sa présence jusqu'à en disparaître: encore une confirmation sur la côte pacifique d'une microdistribution signalée au Cap par Hickson (cit.) et par Mc QUAID *et al.* (1979). La distance entre PLZ-1 et PLZ-2 est de 2 km environ.

En PLZ-2, quelques *Th. pisana* descendent jusqu'à la lisière à *Sporobolus virginicus* Kunth (Mc LACHLAN *et al.*, 1987) limite vers la mer de la végétation dunicole, mais seulement à proximité des premiers stolons de *Tetragonia*.

Des relevés supplémentaires ont été réalisés au NE de Port Elizabeth, dans les dunes d'Alexandria, à l'embouchure du Sunday River. Les caractéristiques psammographiques, et la structure des peuplements de *Th. pisana* (11 novembre) sont très semblables à PLZ-2, mais les dunes y sont moins stables (Mc LACHLAN *et al.*, cit.) et les escargots beaucoup moins fréquents. Les données d'Alexandria n'apparaissent donc pas dans les Tableaux I et II.

Du 28 au 30 novembre une série de localités dans la Western Cap Province a été visitée, permettant de confirmer les résultats de Port Elizabeth. Les données relatives à ces stations, de Kommetje à Britannia Bay, sont présentées dans les Tableaux I et II. Dans tous les Tableaux, les toponimes des localités maritimes sont soulignés[2] .

La végétation dunicole de Fishoek et de Kommetje rappelle la situation de Port Elizabeth; à Britannia Bay, au contraire, la dune maritime est dominée par une Euphorbiacée succulente: *Euphorbia caput-medusae* (L.). Le paysage de Hopefields et de l'hinterland de Port Owen (fig. 2) déjà très sec, rappelle au contraire les plaines sublittorales du Maroc méridional, d'où le genre *Theba* serait originaire (SACCHI, 1954 et 1955; GITTENBERGER & RIPKEN, 1987): l'arganier marocain est remplacé dans le paysage sud-africain par des *Acacia*

---

[2]Une huitième station coïncide avec les basses dunes immédiatement à l'est du Cap, où est placé le tableau des coordonnées géographiques. Dans ces sables balayés par le vent, ne contenant que des traces de calcaire, et où les fractions granulométriques 4 (54,8 %) et 5 (44,4 %) prévalent absolument, la maigre et clairsemée végétation de graminées n'hébergeait aucun peuplement malacologique (29 novembre 1993).

arborescentes. Toutefois, sans ennemis importants, *Th. pisana* y atteint des densités incroyables, couvrant en estivation troncs, poteaux, herbes sèches d'un véritable induit vivant.



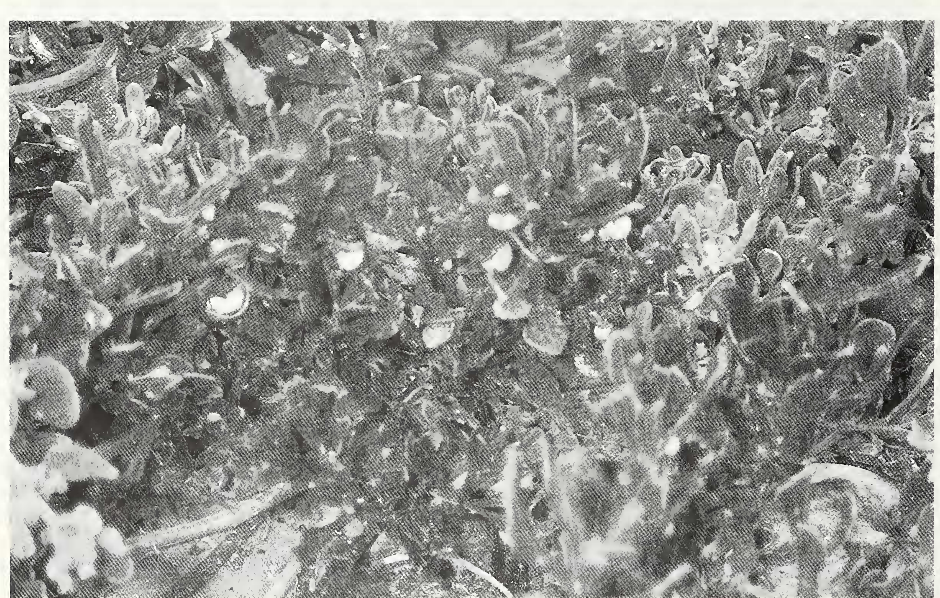


Fig. 1 *Theba pisana* à Port Elizabeth. En haut, adultes en pré-estivation à PLZ-1. En bas, individus d'âge varié en activité dans la végétation pionnière à *Chrysanthemoides monilifera* et *Tetragonia decumbens* de PLZ-2.

TABLEAU II

Classes / Stations	I		II		III		IV		V		Tot.
PLZ-1	—	*0,0*	—	*0,0*	—	*0,0*	19	*12,2*	137	*77,8*	**156**
PLZ-2	29	*12,0*	31,0	*13,0*	70	*29,4*	86	*36,1*	22	*9,2*	**238**
Kommetje	11	*4,5*	35,0	*14,2*	107	*43,5*	71	*28,9*	22	*8,9*	**216**
Fishoek	32	*20,0*	88,0	*55,0*	22	*13,8*	6	*3,7*	12	*7,5*	**160**
Hopefields	1	*0,2*	11,0	*2,5*	92	*20,9*	234	*53,2*	102	*23,2*	**440**
Port Owen	—	*0,0*	—	*0,0*	32	*13,9*	183	*79,6*	15	*6,5*	**230**
Britannia Bay	9	*5,4*	27,0	*16,3*	60	*36,1*	55	*33,1*	15	*9,0*	**166**

Tab. II - Structure démographique (données brutes et pourcentages) de *Theba pisana* dans les sept localités étudiées .

La malacofaune associée à *Th. pisana*, mis à part un petit stock d'origine récente également méditerranéenne, est partout formée par un nombre exigu d'indigènes dunicoles. Dans la région de Port Elizabeth, avec l'Achatinidé *Achatina zebra* (Brug.) et le Rhytidé *Natalina* sp. l'on trouve surtout *Tropidophora ligata* (Müll.), un Pomatiasidé modérément xérophile qui occupe une niche écologique assez parallèle à celle que montrent, en Méditerranée,d'autres Pomatiasidés, des genres *Tudorella* ou *Leonia* (Sacchi, 1957). Dans la région au NW du Cap, on rencontre souvent le Dorcasiidé *Trigonephrus globulus* (Müll.). Les nouveaux arrivés en Afrique du Sud ne paraissent donc pas y avoir rencontré de concurrent aguerri, et, sûrement, pas d'espèces à forme biologique (Sacchi, 1985) semblable. Quant aux prédateurs, nos observations confirment celles de Hickson (1972). Des coquilles brisées par des rongeurs de taille modeste s'étalent sur leurs "tables à manger" près des refuges dans les buissons touffus des environs.

En Tableau I, les fractions granulométriques, marquées de 1 à 6 en tête des colonnes, correspondent aux mailles des tamis standard, en progression géométrique décroissante de raison 2 (premier terme 2,0 mm). La colonne 6 correspond aux résidus des tamisages (argiles et vases).

La calcimétrie est lue au calcimètre de Dietrich-Frühling.

b) analyses démographiques (Tableau II).

Les cinq classes établies pour ces analyses se basent (Sacchi, 1993a) sur taille et maturité. La première comprend les nouveaux-nés et les juvéniles, à coquille carénée, jusqu'à 2,5 tours et à un diamètre de 5 mm; la seconde, des jeunes, encore carénés, jusqu'à 3,5 tours et ayant de 5,1 à 9 mm. Dans la classe III se placent les individus, subcarénés, ayant de 3,5 à 4 tours, et de 9,1 à 13 mm; dans la IV ceux qui, tout en ayant atteint la forme arrondie de la coquille et pouvant compter 4,5 à 5 tours, présentent encore un bord péristomatique incomplet et des génitaux immatures. Enfin, la dernière classe,

la V, comprend les adultes, dont la taille peut présenter des remarquables variations selon une gamme phénotypique influençable par l'écologie, mais dont la coquille est désormais bordée par un bourrelet péristomatique, typiquement rose ou jaunâtre, et l'appareil génital a atteint son complet développement. Le nombre des tours des adultes varie généralement de 5 à 5,5.

c) comparaisons biométriques (Tableau III).

On a souvent l'impression, dans les régions où se retrouvent des *Th. pisana* à cycles d'une durée différente, que les individus bisannuels atteignent une taille individuelle plus importante que leurs congénères annuels. C'est pour évaluer une telle différence qu'une comparaison a été établie entre un lot de 100 coquilles adultes de PLZ-1 et un lot équivalent de PLZ-2. Dans la première station il s'agissait de vivants; dans la seconde on a utilisé des coquilles appartenant à des morts tout récents, contenant encore des débris de tissus : c'est la cohorte qui a donné naissance aux jeunes individus de notre relevé. L'instrument de mesure est un "Mitutoyo dial caliper shock proof" au centième de millimètre. Les paramètres mesurés sont le grand diamètre D de la coquille et la hauteur h. La comparaison est complétée par une évaluation du volume, obtenue par l'assimilation grossière (Sacchi, 1993b) de la forme de la coquille à celle d'un cône, ayant D comme diamètre de base et h comme hauteur.

Les moyennes obtenues, accompagnées de leur déviation standard, sont comparées par le test t de Student; le Tableau III contient également les valeurs minimales et maximales rencontrées en chaque lot, non nécessairement présentes dans un même individu.

TABLEAU III

Stat.	PLZ - 1			PLZ - 2			
Par.	$\bar{x} \pm$ ds	min	max	$\bar{x} \pm$ ds	min	max	t
D	18,52 ± 0,99	16,63	21,13	17,45 ± 0,98	15,76	20,23	7,63
h	15,67 ± 0,98	13,23	17,78	14,62 ± 1,01	12,58	17,73	7,45
V	1417,85 ± 237,56	1004,01	2051,72	1176,65 ± 209,76	826,05	1898,67	7,61

Tab. III - Données biométriques de *Theba pisana* dans les deux stations de Port Elizabeth. (P<0,001)

Résultats et discussion

Toutes les localités étudiées (Tableau I) présentent un sol sablonneux, rarement pauvre en calcaire: conditions favorables à l'établissement d'un escargot psammicole très adaptable. Toutefois l'examen des structures démographiques (Tableau II) montre des différences frappantes entre les populations du front maritime et celles de l'arrière-pays. La structure des

premières rappelle de près celle que l'on observe en mai (printemps boréal) en des populations à cycle annuel vivant dans les plaines sublittorales de la France du Sud-ouest, où la reproduction a eu lieu de l'automne à la fin d'un hiver doux et tempéré, saison typiquement "verte" en milieu méditerranéen; comportement que les données de BAKER (1989) confirment pour le printemps avancé de l'hémisphère austral. Ce schéma de développment rejoint par ailleurs le cycle suivi par *Th. pisana* dans des environnements du littoral à hiver long et froid, telles la Bretagne du Nord et la côte nord-adriatique italienne, où après une saison active dans un été doux et humide, les adultes se reproduisent en automne pour succomber en novembre (SACCHI, 1971 et 1993b).

Le peuplement de PLZ-1 est, au contraire, constitué par des *Th. pisana* des classes les plus avancées, qui vont entrer en estivation, ou viennent d'y rentrer. Cette inactivité estivale se prolonge au moins jusqu'à fin février (Mc QUAID *et al.*, 1979). Ensuite, l'activité reprend intensément (NOYCE, 1973). Puisque février est 1' août austral, ce peuplement répète le comportement des bisannuels étudiés par les BONAVITA (1962) en Provence. Comparé au cycle annuel du littoral, il endure deux périodes d'estivation: c'est un peuplement tout de "cadets". Il en est de même (Tableau II; Fig. 3) dans l'arrière-pays du Cap.

On doit, en outre, noter que *Th. pisana* est accompagnée en PLZ-1 par *Eobania vermiculata* (Müll.) un Hélicidé de plus grande taille également pionnier en Afrique du Sud, modérément xérobique et dont la structure démographique rappelle celle de *Th. pisana*: le 8 novembre, presque 90% d'*Eobania* était représenté par des adultes, le restant par des individus très avancés. Une série de documents photographiques, aimablement mise à ma disposition par le Dr Russow, du Zoological Department de l'Université de Port Elizabeth, montre qu'un peu partout les cycles de *Th. pisana* et d'*E. vermiculata* procèdent parallèlement. Sur la plage, d'autre part, *Th. pisana* est surtout accompagnée par encore un autre représentant de la faune méditerranéenne importée, *Cryptomphalus aspersus* (Müll.). Il s'agit là d'une espèce devenue presque cosmopolite, mais beaucoup moins adaptée au milieu sec. En Méditerranée, une zonation littorale de la malacofaune terrestre la voit limitée aux traits les plus ombragés et humides, avec des espèces nues (SACCHI, 1986). A Port Elizabeth et au Cap, on trouve *C. aspersus* de tout âge le long de la mer. C'est d'ailleurs un élément commun dans la faune des îles Britanniques et de Scandinavie.

Cette présence simultanée, ce "mélange" dans un même territoire de peuplement annuels et bisannuels avait été remarqué en Australie par BAKER & HAWKE (1990) même en des stations plus rapprochées entre elles que les nôtres de Port Elizabeth.

Si l'on compare l'ombrothermogramme de Port Elizabeth selon TINLEY (1985) aux diagrammes d'autres localités littorales à climat de type "méditérranéen" semi-aride, redessinés (SACCHI, 1991) d'après différentes sources, on est surtout frappé par la ressemblance (Fig. 3) évidente entre Port Elizabeth et Adelaide.

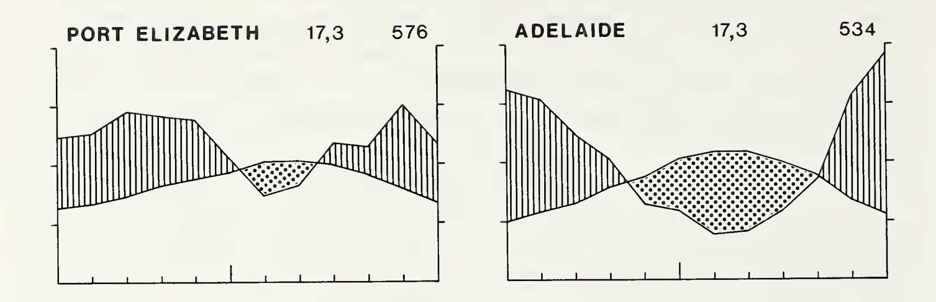


Fig. 2 Ombrothermogrammes simplifiés de Port Elizabeth (d'après Tinley, 1985) et d'Adelaide (d'après Walther & Lieth, 1964).

Ces deux localités, où *Theba pisana* a trouvé une nouvelle patrie, moins à risque que l'ancestrale, partagent la moyenne thermique de l'année (17,3°C). Adelaide tend pourtant à un climat légèrement plus extrême, et un peu plus sec (moyenne annuelle de précipitations de 534 mm, contre 576 à Port Elizabeth) surtout en été. La lisière littorale des deux villes est assez humide pour y permettre un cycle annuel de *Th. pisana*, et l'hiver est assez doux pour en activer le développement et la croissance, ce que nous avons constaté en août 1989 sur les côtes sud-australiennes (Sacchi, 1990). Aux précipitations "officielles" enregistrées par les stations météorologiques il faut toujours ajouter les occultes, telles rosées, embruns, brouillards, auxquelles nous devons la présence d'une remarquable faune malacologique terrestre jusqu'aux bords maritimes des grands déserts (Sacchi, 1971). Si l'on manque d'enregistrements microclimatiques, la bionomie végétale est convaincante.

La possibilité de varier la durée du cycle biotique suivant les conditions du milieu, prémisse de l'énorme succès de l'espèce dans ses invasions, est probablement d'ordre surtout phénotypique,témoigné comme tel par les débuts ponctiformes de ces mêmes invasions, qui débutent par des noyaux de population exigus. Mais on ne saurait en exclure *a priori* la composante génétique, soulignée par le polymorphisme de son système de bandes (Cain 1984). Ce polymorphisme est très étendu (Sacchi,1952; 1954; 1955) et les variations que *Th. pisana* montre en Afrique du Sud, importantes pour Hickson (1972) ne sont en réalité que le pâle indice d'un effet du fondateur au niveau subcontinental.

Le Tableau III montre, par des différences statistiquement significatives ($\underline{P}$< 0,001) que les individus de PLZ-1 atteignent des tailles adultes plus importantes que ceux de PLZ-2.

Les individus bisannuels sont donc plus gros que les annuels: observation confirmée au Cap, où toutefois nous avions récolté un nombre d'adultes annuels insuffisant pour une comparaison statistique de même ordre que celle

de Port Elizabeth. C'est comme une revanche des "cadets", qui paient une biomasse individuelle plus importante par le report de leur maturité sexuelle. Il est vrai que, s'ils doivent endurer deux saisons successives d'estivation, ils profitent d'autre part de deux saisons humides, au cours desquelles la végétation méditerranéenne "explose" en ressources trophiques pour un animal omnivore tel *Theba pisana*.

Si l'on accepte Maroc et région bétique (Sacchi, 1955; Gittenberger & Ripken, 1987) comme patries du genre *Theba*, avec leur climat semi-aride, on peut même risquer d'hypothiser que la condition originaire en *Theba pisana* soit celle des "cadets". Cette supposition ne serait en contraste, ni avec les données de Moran (1989) ni avec les observations de Cowie (1980). Le clivage de cohortes potentiellement annuelles serait un exemple de conservatisme évolutif partiel, offrant une réserve démographique en cas de forte mortalité de la majorité, par des conditions environnantes devenues défavorables. La maturité sexuelle très précoce que Cowie constate à l'extrême Nord de l'espèce en Europe serait alors une sorte de néoténie fonctionnelle, conquise là où la saison la plus critique est un hiver long et froid. *Th. pisana* s'adapte, par sa valence écophysiologique élevée, à l'environnement, articulant son cycle biotique suivant les offres climatiques -et trophiques- du milieu.

Conclusions et perspectives

La littérature écologique n'est pas pauvre de cas qui montrent, en tant d'espèces, un schéma d'adaptation climatique - somme toute trophique - à la différente portée, et durée, de la saison favorable à la croissance et à la reproduction: moyen fondamental de survie et de succès pour des organismes anthropochores indésirables à l'homme. Mais si allure et durée du cycle sont rythmées par les contraintes du climat régional, des échappées partielles sont possibles, maintenant une diversité sur laquelle repose le succès adaptatif et évolutif d'une espèce.

De ces possibilités on trouvera une confirmation là où l'environnement de *Th. pisana* offre une mosaïque de conditions écologiques différentes: p. ex. où des bords de cultures arrosées et régulièrement entretenues en été abrègent un cycle qui, sur des talus secs et des bords de routes, serait bisannuel. Ou, dans des peuplements annuels, où quelques individus arrivent à endurer l'hiver dans une végétation dense et abritée (Sacchi, 1993b). Ainsi, à Venise, alors que les adultes, s'étant reproduits en septembre-octobre, meurent par dizaines de milliers, on arrive à répérer en mai quelques individus ayant hiberné. En mai 1973, j'en ai trouvé quatre en activité sexuelle. Il sera intéressant de suivre la destinée de ces exceptions anachroniques: il est possible qu'une atténuation des facteurs climatiques rythmant le cycle permette un rattrapage sur le restant de la population.

Un autre aspect de l'écophysiologie de *Th. pisana* mérite l'attention. En reprenant avec des données précises, microclimatiques et écophysiologiques, le problème des "grappes" d'escargots en estivation, précédemment débattu par

des Auteurs européens (Astre, 1920 et 1921; Sacchi, 1953 et 1971) Mc Quaid *et al.* remarquent que la distance parcourue au-dessus de la surface surchauffée du sol est inversement proportionnelle à la densité protectrice de la végétation. Sur des tiges dénuées de feuilles les *Theba pisana* tendent à monter plus haut que dans des buissons ou des herbes touffues, constituant eux-mê-

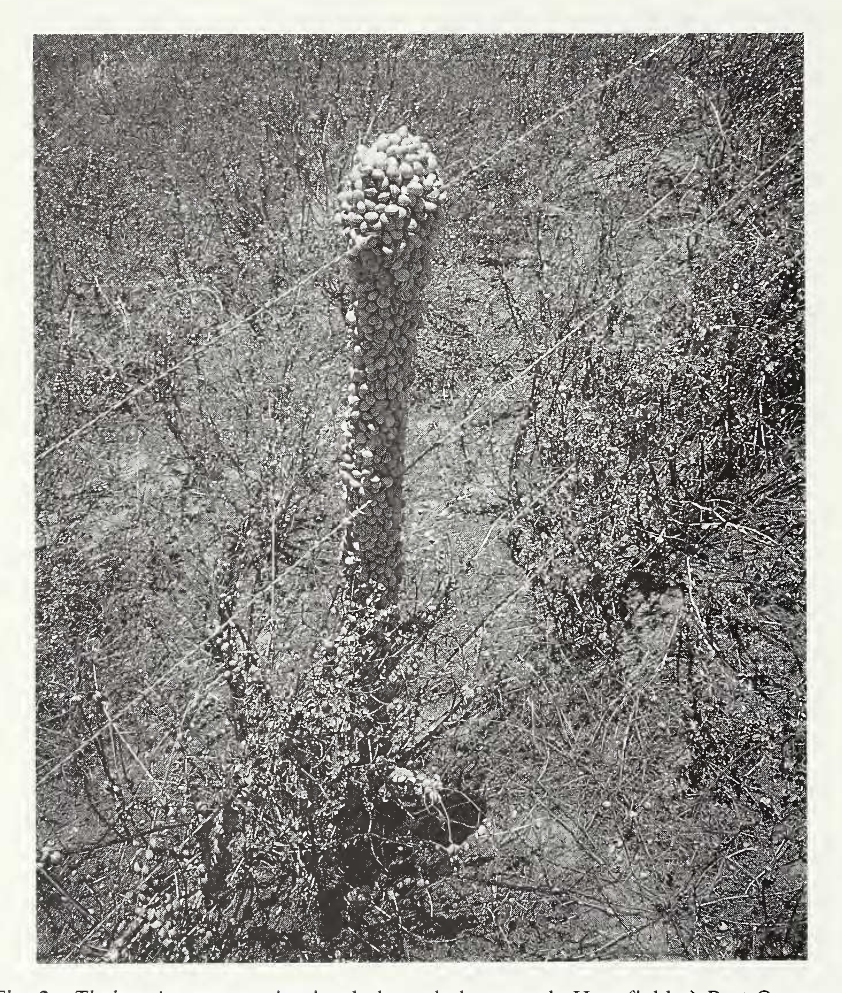


Fig. 3 - *Theba pisana* en estivation le long de la route de Hopefields à Port Owen.

mes un certain abri contre les excès thermiques du terrain. Nous avons pourtant mis en évidence des cas où la migration a une valeur négative par rapport à la surface du sable (Sacchi, 1972). Les escargots s'enfoncent alors à 2 ou 3 centimètres de profondeur où le sable, non loin de la végétation vivante, est plus frais, sécrétant un épiphragme un peu moins épaissi que celui qui soude leurs congénères des grappes aux substrats. Il s'agit d'une réaction insolite chez des espèces nettement xérobiques, mais non étrangère au

comportement de *Th. pisana*, également capable de pénétrer dans le sol , pour quelques centimètres, à l'autre bout de sa distribution, lorsque la fuite permet d'éviter une surface cette fois (Humphrey, 1976; Cowie, 1984) trop froide .

Il sera intéressant de rechercher si l'Afrique du Sud, comme la Sicile, héberge de ces rares apostats, préférant au comportement spécifique de tant d'escargots des milieux secs, des réactions beaucoup plus générales pour les Hélicidés.

Remerciements

Un remerciement particulièrement vif est dû au Prof. Anton Mac Lachlan, Directeur de l'Institute for coastal Research de l'Université de Port Elizabeth, ainsi qu'à ses collaborateurs, pour l'hospitalité empressée et la constante collaboration technique. Le Prof. George Branch, de l'Université du Cap, et le Dr. W. F. Sirgel, de l'Université de Stellenbosch, m'ont fait visiter une série de biotopes de la Western Cape Province et fourni toutes les informations et les références bibliographiques nécessaires. Le Dr. R. Krohn a été un guide précieux lors de la visite de la réserve naturelle du Cap, et A. Smith une source de renseignements botaniques à Port Elizabeth.

BIBLIOGRAPHIE

ASTRE G., 1920. Biologie des Mollusques dans les dunes maritimes françaises et ses rapports avec 1a géographie botanique. Thèse Univ. Toulouse: 1-158.

ASTRE G., 1921. Sur la nature physique de la cause qui, sur les dunes maritimes, régit l'ascension des Mollusques le long des tiges à faible feuillage. *Bull. Soc. Hist. nat.*, Toulouse; **49**: 162-164.

BAKER G. H., 1980. Damage, population dynamics, movement and control of pest Helicids snails in Southern Australia. *B.C.P. monogr.*; **41**: Slugs and snails in world agricolture: 175-185.

BAKER G. H., 1988. Dispersal of *Theba pisana* (Moll. Helicidae). *J. appl. Ecol.*; **25**: 889-900.

BAKER G. H. & B. G. HAWKE, 1990. Life history and population dynamics of *Theba pisana* in a cereal-pasture rotation. *J. appl. Ecol.*; **27**: 16-24.

BAKER G. H. & B. K. VOGELZANG, 1988. Life history, population dynamics and polymorphism of *Theba pisana* (Moll. Helicidae) in Australia. *J. appl. Ecol.*; **25**: 867-887.

BONAVITA A. & D. BONAVITA, 1962. Contribution à l'étude écologique d'*Euparypha pisana* Müller des rivages méditerranéens de Provence. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*; **32** suppl.: 189-204.

CAIN A. J., 1984. Genetics of some morphs in the land snail *Theba pisana*. *Malacologia*; **25**: 381-411.

COWIE R. H., 1984. The life-cycle and productivity of the land snail *Theba pisana*. *J. appl. Ecol.*; **5**: 311-325.

COWIE R. H., 1980. Precocious breeding of *Theba pisana* (Müller) (Pulmonata Helicidae). *J. Conch.*; **30**: 238.

GITTENBERGER E. & E. J. RIPKEN, 1987. The genus *Theba* (Mollusca, Gastropoda, Helicidae). Systematics and distribution. *Zool. Verhandelingen*; **241**: 1-59.

HICKSON G. L., 1972. A possible case of genetic drift in colonies of the landsnail *Theba pisana*. *Heredity*; **29**: 177-190.

HUMPHREYS J., 1976. Field observations on *Theba pisana* (Müller) (Gastropoda, Helicidae) at St. Ives, Cornwall. *J. Conch.*; **29**: 95-106.

McLACHLAN A., C. ASCARAY & P. DU TOIT, 1987. Sand movement, vegetation succession and biomass spectrum in a coastal dune slack in Algoa Bay, South Africa. *J. arid Environments*; **12**: 9-25.

McQUAID C. D., G. BRANCH & P. G. FROST, 1979. Aestivation behaviour, and thermal relations of the Pulmonate *Theba pisana* in a semi-arid environment. *J. therm. Biol.*; **4**: 47-55.

MORAN S., 1989. Weather and population density-induced infantilism in the landsnail *Theba pisana* in a semi-arid climate. *Int. J. Biometeor.*; **3**: 101-108.

NOYCE A. G., 1975. The morphology and histology of the genital system of *Theba pisana* (Müller) (Pulmonata, Helicidae). *Univ. Stellenbosch*; **48** (A), 3: 1-40.

SACCHI C. F., 1952. Ricerche sulla variabilità geografica in popolazioni italiane di *Euparypha pisana* (Müller). *Ann. Mus. civ. St. nat. Genova*; **65**: 211-258.

SACCHI C. F., 1953. Ecologia dei popolamenti di Molluschi psammicoli a Cuma (dune del Fusaro e di Licola). *Arch. zool. It.*; **38**: 195-244.

SACCHI C. F., 1955a. Biogeografia e polimorfismo nelle *Euparypha* (Helicidae) del Marocco occidentale. Nota preliminare. *Atti Soc. it. Sc. nat.*; **94**: 85-95.

SACCHI C. F., 1955b. Fattori ecologici e storici nel polimorfismo delle *Euparypha* (Helicidae) del Marocco occidentale. *Studia Ghisleriana*; (**3**) 1: 43-66.

SACCHI C. F., 1957. Lineamenti biogeografici della Spagna mediterranea su basi malacofaunistiche. *Publ. Inst. Biol. apl.* Barcelona; **25**: 5-50.

SACCHI C. F., 1971. Écologie comparée des Gastéropodes Pulmonés des dunes méditerranéennes et atlantiques. *Natura,* Milano; **63**: 277-358.

SACCHI C. F., 1972. Points de vue d'un écologiste sur la physiologie de l'estivation chez l'Hélicidé dunicole *Euparypha pisana* (Müller). *Proc. 17ème Congrès international de Zoologie,* Montecarlo; Thème **4**: 1-10.

SACCHI C. F., 1978. Il delta del Po come elemento disgiuntore nell'ecologia.delle spiagge adriatiche. *Boll. Mus. civ. St. nat.,* Venezia; **29** suppl.: 43-73.

SACCHI C. F., 1985. Les formes biologiques animales comme indicatrices du milieu: considérations générales et exemples pratiques. *Semin. Fac. Sc. Cagliari*; **54** suppl.: 303-318.

SACCHI C. F., 1986. Les Gastéropodes dunicoles de la Sardaigne méridionale: essai écologique. *Revue Ecol. Biol. Sol*; **23**: 77-88.

SACCHI C. F., 1990. Observations sur le cycle biotique de *Theba pisana* (Müll.) en Europe et en Australie. *Boll. Malacologico, Milano*; **26**: 73-82.

SACCHI C. F., 1991. Paesaggio e specie. *Linea ecologica*; **23** (4): 25-30.

SACCHI C. F., 1993a. Le polymorphisme de la coquille dans une métapopulation de *Cepaea nemoralis* (L.) dans le sud de l'Insubrie (Lombardie, Italie). *Mem. Soc. Tic. Sc. nat.*; **4**: 59-73.

SACCHI C. F., 1993b. Cycle biotique et polymorphisme de la coquille en *Theba pisana* (Müll.) des dunes littorales nordadriatiques. *Boll. Malacologico,* Milano; **29**: 31-44.

SACCHI C. F. & C. VIOLANI, 1977. Ricerche ecologiche sulle Elicidi dunicole della Rìa di Vigo (Spagna). *Atti Soc. it. Sc. nat.*; **68**: 253-284.

TINSLEY K. L., 1985. Coastal dune in South Africa. *S. A. national Society, Programme Report;* **109**: 1-300 (88).

VAN BRUGGEN A. C., 1964. The distribution of introduced Mollusc species in Southern Africa. *Beaufortia*; **11**: 161-169.

WALTHER R. & H. LIETH, 1960-1966. Klimadiagramm Weltatlas. Fischer G., Jena (II-Australien, 1964: Skt. 6, fig. 5, n° 248).